第40卷 第3期
2023年3月
干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH
Vol. 40 No. 3
Mar. 2023

典型荒漠灌木叶片功能性状特征随降水梯度的变化研究

李 瑞， 单立山， 解婷婷， 马 丽， 杨 洁， 李全刚
（甘肃农业大学林学院，甘肃 兰州 730070）

摘 要： 自然降水是干旱地区植被重要的水分来源，为了探明荒漠灌木叶片在降水变化的应对对策，以典型荒漠灌木为研究对象，测定不同降水条件下叶片形态性状和化学计量指标，分析其叶片功能性状的总体特征及各个功能性状与环境因子的关系。结果表明：（1）红砂（*Reaumuria soongorica*）叶片肉质化程度和含水量随自然降水量的减少呈逐渐增大的趋势；盐爪爪（*Kalidium foliatum*）叶片组织密度随自然降水量的减少整体呈增大的趋势；（2）红砂和白刺（*Nitraria tangutorum*）C含量、白刺和珍珠猪毛菜（*Salsola passerina*）叶片N含量随自然降水量的减少整体呈增大的趋势；珍珠猪毛菜和盐爪爪叶片N∶P均小于14，即其在生长发育中主要受氮素限制；（3）红砂、白刺和盐爪爪叶片组织密度与年均降水量呈正相关关系；红砂、白刺的比叶面积与海拔呈负相关关系，红砂、白刺、珍珠猪毛菜的P含量与海拔呈负相关关系。综上所述，在干旱环境中，不同的植物表现出不同的生态适应策略，其中盐爪爪通过减小比叶面积、增加叶组织密度，白刺和珍珠猪毛菜通过增加叶片N含量，红砂通过增加叶片的肉质化程度和含水量等来适应干旱少雨的荒漠环境；年均降水量和海拔是影响植物生长发育的主要限制环境因子。

关键词： 叶片形态性状；化学计量指标；环境因子；降水梯度

植物功能性状是指与植物存活、生长及死亡息息相关，并且能够强烈影响生态系统，反映植被对环境变化响应的植物属性[1-2]。叶片是植物光合作用、物质生产及与环境水气交换的主要器官[3]，其功能性状与植物的生长对策、对环境资源的获得、利用及利用效率紧密相关[4]，其特征能体现环境因子变化的影响或植物对环境的适应[5]，且具有简单易测的特点，可在短时间内对大量植物进行研究[6]。近年来，植物功能性状的研究和其与环境因子的关系已成为生态学领域的主要研究问题之一[7]。气候因子、地形因子、土壤因子等环境因子通过影响叶片功能性状改变植物的发育进程，进而影响种间关系和群落结构[8]。对荒漠生态系统而言，水是植物生长发育和群落分布最主要的限制因子[9]，影响着植物叶片形态特征和功能性状的变化，进而影响植物的生存、生长和分布。因此，开展降水变化下典型荒漠植物叶片功能性状特征及与环境因子关系的研究，对揭示荒漠植物叶片功能性状对环境变化的应对对策，深入理解荒漠植物生长发育及其生态响应机制具有重要意义。

在我国西北荒漠地区，有多种生境类型，自东南向西北形成了明显的光-温-湿的气候梯度和草原化荒漠-典型荒漠-极端荒漠的荒漠梯度分布格局[10]。目前，国内外关于荒漠植物叶片功能性状对环境变化的响应机制做了大量研究。例如，董雪等[11]发现沙冬青比叶面积和年均降雨量呈显著正相关关系；焦亮等[12]研究内陆河湿地芦苇时发现，随环境退化梯度的增强，其比叶面积会随之呈现逐渐增大的趋势；徐浩然等[13]发现小叶锦鸡儿叶片氮、磷含量与年均降雨量呈正相关关系；孙晶等[14]研究发现随降雨频次的增加，粗枝猪毛菜叶片N∶P值逐渐变大。可见，降水变化对荒漠植物叶片功能性状具有

收稿日期： 2022-08-12； **修订日期：** 2022-09-30
基金项目： 甘肃农业大学青年导师扶持基金（GAU-QDFC-2022-08）；国家自然科学基金（32160253，31960245）；甘肃省重点研发计划项目（22YF7FA117）；甘肃省自然科学基金（22JR5RA850）；对发展中国家常规性科技援助项目（KY202002011）
作者简介： 李瑞（1996-），男，硕士研究生，主要从事荒漠植物生理生态研究. E-mail: 1426035580@qq.com
通讯作者： 单立山. E-mail: shanls@gsau.edu.cn

显著影响。然而，相关研究以控制实验居多，且研究区域均以小尺度的生境变化为主，而针对区域大尺度降水梯度下广泛分布的典型性荒漠植物叶片功能性状的特征研究相对较少，这限制了我们对典型荒漠植物叶片功能性状对环境变化响应机制的认识。

红砂、白刺、珍珠猪毛菜及盐爪爪是广泛分布在荒漠区的植物种。在自然环境中，这几种植物存在的生境类型多样，在我国西北沿荒漠降水梯度形成了从荒漠草原区、典型荒漠区到极端荒漠区的分布格局。因此，本研究沿荒漠降水梯度对典型荒漠灌木(广布种)进行叶片功能性状指标的测定，分析了各项指标在不同降水条件下的差异及与环境因子的关系，旨在探究降水梯度下典型荒漠广布种应对干旱的响应机制及影响荒漠植物叶片功能性状变异的主导环境因子，研究结果可进一步解释干旱－半干旱区生态系统中荒漠植物采取的应对策略，揭示荒漠植物叶片的生理生态适应机制，对荒漠生境中植物的保护、脆弱生态系统的稳定和受损生态系统的恢复具有重要意义。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

本研究沿荒漠降水梯度选择了白银(BY)、武威(WW)、张掖(ZY)和酒泉(JQ)4个荒漠植物天然分布区作为研究区域(图1)。其中白银样地的地理坐标为36°52′N，103°42′E，海拔1947 m，年均降水量185 mm，年均蒸发量3038 mm，年均温8.2 ℃，属荒漠草原区，地带性植被有红砂、白刺、珍珠猪毛菜、盐爪爪、画眉草(*Eragrostis pilosa*)等荒漠植物。武威样地的地理坐标为37°63′N，102°58′E，海拔1775 m，年均降水量150 mm，年均蒸发量2020 mm，年均温7.7 ℃，属典型荒漠区，地带性植被有红砂、白刺、珍珠猪毛菜、盐爪爪等荒漠植物。张掖样地的地理坐标为39°18′N，100°21′E，海拔1590 m，年均降水量118.4 mm，年均蒸发量1830.4 mm，年均温7.7 ℃，属典型荒漠区，地带性植被有红砂、白刺、珍珠猪毛菜、盐爪爪、碱蓬(*Suaeda glauca*)等荒漠植物。酒泉样地的地理坐标为39°46′N，98°23′E，海拔1500 m，年均降水量87.7 mm，年均蒸发量2148.8 mm，年均温7.3 ℃，属极端荒漠区，地带性植被有红砂、白刺、珍珠猪毛菜、盐爪爪等荒漠植物。4个试验地自东南向西北年均降水量逐渐降低，且呈现显著的降水梯度。

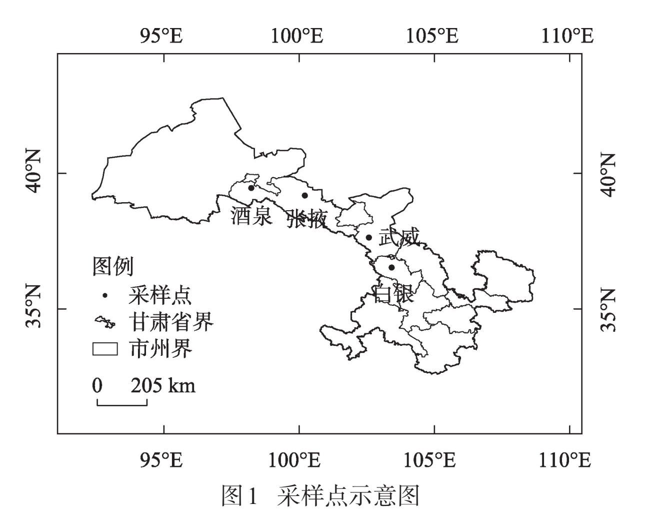


图1　采样点示意图

Fig. 1　Schematic diagram of sampling points

1.2　样地选择及样品采集

2020年夏季，沿甘肃东南到西北方向的环境梯度，设置一条长约900 km的样带，在此样带中选择4个采样点，分别为白银、武威、张掖和酒泉。在每个采样点内，选择地势平坦、未受放牧影响的灌草植被区域，分别布设3个50 m×50 m的大样地，共12个大样地，在每个大样地对每种植物随机选取10株测量叶片性状，每采样点30株。采集叶片时，选择生长良好、没有病虫害的成年植株上完全展叶并光照充足的完整叶片，将其剪下放入保鲜箱带回实验室进行叶片各项功能性状指标的测定。另外，选择植株时，尽量使所选取的灌丛微环境相近，周围1.5 m范围内没有其他植株，以减少因生长环境不同造成的实验误差。

1.3　叶片功能指标的测定

1.3.1　叶片形态性状的测定　将采集的叶片先清除叶片上的土等杂质，用天平秤称取每种植物的叶鲜重，并记录。然后用分析软件(Win-RhIZO 2008a)扫描各种植物叶片的形态特征。扫描完的叶片装入信封袋，烘箱温度升到75 ℃时，将叶片至于其中，烘48~72 h至恒重，称量并记录。叶片形态性状计算公式如下[15-16]：

$$肉质化程度(DOF)=\frac{叶鲜重/g}{叶干重/g} \tag{1}$$

$$叶含水量(WC)/\%=\frac{叶鲜重/g-叶干重/g}{叶鲜重/g} \tag{2}$$

$$比叶面积(SLA)/(cm^2 \cdot g^{-1}) = \frac{叶面积/cm^2}{叶片干重/g} \quad (3)$$

$$叶组织密度(TD)/(g \cdot cm^{-3}) = \frac{叶干重/g}{叶体积/cm^3} \quad (4)$$

1.3.2　叶片化学计量指标测定　将上述测量完形态指标的植物样品烘干、碾碎、过筛后用测定其有机碳、全氮、全磷含量。其中，有机碳测定采用重铬酸钾氧化加热法；全氮含量测定采用凯氏定氮法；全磷含量测定采用钒钼黄比色法[17]。

1.4　气象数据来源

本研究选择了对植物叶片功能性状具有影响的主要环境因子。环境数据以酒泉、张掖、武威和白银4个采样点附近的气象数据（http://www.weather.com.cn/）为主，选取1980—2019年各采样点的数据，通过整理数据，计算出本研究所需要的海拔(A)、年均气温(T)、降水量(Pr)、蒸发量(E)、年日照时数(H)等气象数据（表1）。

表1　采样点气象数据

Tab. 1　Meteorological data of sampling points

采样点	海拔(A)/m	年均气温(T)/℃	降水量(Pr)/mm	蒸发量(E)/mm	年日照时数(H)/h
酒泉	1500	7.5	86	2038	3228
张掖	1590	6	131	2003	3075
武威	1775	7.8	165	2205	3000
白银	1947	9	225	1550	2580

1.5　数据处理

本实验在SPSS 24.0中使用单因素方差分析法对同一灌木在不同降水变化下叶片各性状的变异进行了分析，在Origin 2018软件中完成绘图，图中数据均为平均值±标准误差。采用冗余分析（RDA）方法分析叶片功能性状与环境因子之间的关系，分析与绘图均在Canoco 5.0中完成。

2　结果与分析

2.1　不同降水梯度下4种荒漠灌木叶片形态变化特征

由单因素方差分析可得（表2），降水量对红砂、白刺和盐爪爪的叶片组织密度、含水量和肉质化程度有显著影响(P<0.05)，对白刺和盐爪爪的比叶面积有极显著影响(P<0.01)。说明降水量对植物叶片形态性状具有显著的影响，但不同物种的同一性状的具体表现存在差异。

表2　4种典型灌木叶片功能性状的单因素方差分析

Tab. 2　One-way ANOVA of leaf functional traits of four typical shrubs species

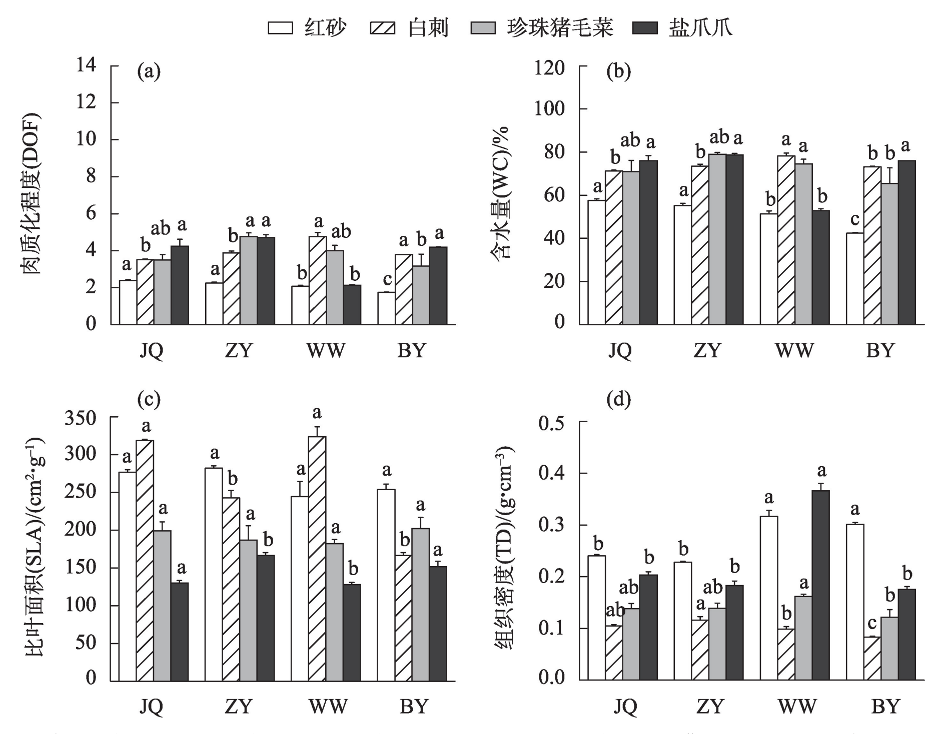
指标	红砂	白刺	珍珠猪毛菜	盐爪爪
DOF	38.35**	17.84**	3	33.21**
WC	45.42**	12.35**	2.03	92.54**
SLA	2.75	28.53**	0.49	16.63**
TD	49.30**	8.92**	2.48	95.10**
C	3.22	0.95	13.21**	32.78**
N	6.28**	4.61*	61.78**	26.64**
P	0.70**	0.88	250.87**	188.54**
C:N	3.14	0.31	20.96**	22.90**
C:P	0.59	2.47	41.97**	41.24**
N:P	1.3	1.29	32.68**	75.87**

注：**表示相关性极显著(P<0.01)，*表示相关性显著(P<0.05)。

随降水量的减少，即从白银到酒泉（BY-JQ），红砂叶片的肉质化程度和含水量呈增加趋势，在JQ最大，分别为2.38%和57.54%，在BY最小，分别为1.74%和42.36%（图2a，图2b），且在JQ和ZY均与WW、BY之间存在极显著差异(P<0.01)。白刺和珍珠猪毛菜的叶片肉质化程度和含水量均呈先增加后减少趋势，白刺WW达到最大，分别为4.76%和78.23%，在JQ最小，分别为3.51%和71.26%，与JQ相比，二者在WW分别显著增加了35.61%和9.78%（图2a，图2b）；珍珠猪毛菜在ZY达到最大值，分别为4.76%和78.94%，且二者分别在BY和ZY、WW之间存在显著性差异，与BY相比，二者在ZY分别增加了50.63%和20.76%（图2a，图2b）。叶片组织密度整体呈减少趋势，在BY最小，比最大值ZY显著减少了39.47%（图2d）。珍珠猪毛菜叶片组织密度呈先增加后减少趋势，在WW达到最大值，较最小值BY显著增加了32.94%（图2d）。盐爪爪叶片比叶面积呈现出先减小后增大再减小的显著趋势，在ZY达到最大值（图2c）；组织密度在WW与其他地方存在显著差异(P<0.05)，且沿降水量的减少呈现整体增大的趋势（图2d）。

2.2　不同降水梯度下4种荒漠灌木化学计量性状的变化特征

由单因素方差分析可得（表2），降水量对红砂叶片的C含量和N含量有极显著影响(P<0.01)，对白刺叶片的N含量有显著影响(P<0.05)，对珍珠猪毛菜和盐爪爪叶片的化学计量性状均出现极显著影响(P<0.01)。



注：JQ表示酒泉，ZY表示张掖，WW表示武威，BY表示白银；不同小写字母表示同一灌木的叶片性状指标在不同采样点间存在显著差异($P<0.05$)。下同。

图2 4种典型灌木叶片形态特征沿降水梯度变化特征

Fig. 2 Variation characteristics of leaf morphological characteristics of four typical shrub species along the precipitation gradient

随降水量的减少，红砂叶片C含量和P含量呈先减少后增加的趋势，均在WW最小，JQ最大，且C含量在JQ相比WW显著增加了17.18%；N含量在WW最小，较BY和ZY分别显著减少了28.69%和28.03%(图3a，图3b)。白刺叶片N含量呈先增加后减少再增加的显著趋势，在JQ最大，ZY最小，JQ最大值较ZY、BY分别显著增加38.17%、31.63%(图3b)。珍珠猪毛菜C含量和C:P呈现出先减少后增加的趋势，且二者的最大值均在BY，C含量最大值较ZY、WW显著增加了89.93%、73.13%，C:P最大值较WW、ZY和JQ分别显著增加了564.63%、410.16%、132.50%(图3a，图3e)；N含量和P含量整体呈增大的趋势，且均在BY出现最小值(0.67%，0.64%)(图3b，图3c)；C:N呈整体减小的趋势，最大值BY相比最小值JQ显著增加了144.66%(图3d)；N:P呈先减少后增加的趋势，最大值JQ较最小值WW显著增加了197.48%(图3f)。盐爪爪P含量呈现出逐渐减小的显著趋势，最大值(BY)较最小值(JQ)显著增加了534.62%(图3c)；C:P和N:P呈整体增加的趋势，C:P最大值(JQ)较最小值(BY)显著增加了605.94%(图3e)，N:P最大值(JQ)较最小值(WW)显著增加了751.63%(图3f)。

2.3 4种典型荒漠灌木叶片功能性状与环境因子的关系

由表3可知，通过RDA分析，第一、二轴的红砂叶片功能性状与环境的相关系数分别为0.9450、0.8624，分别解释了叶片功能性状的30.97%和20.63%的方差，前两轴的解释率相加达到51.60%，RDA排序图结果表明(图4a)，第一排序轴与年均降水量、海拔呈正相关关系，且相关性大小为年均降水量>海拔，与年蒸发量、日照时数呈负相关关系，且相关性大小为日照时数>年蒸发量。其中，年均降水量和海拔与组织密度、C含量、N:P呈正相关关系，与肉质化程度、含水量、比叶面积、P含量呈负相关关系；日照时数与肉质化程度、含水量、比叶面积呈正相关关系。第一、二轴的白刺叶片功能性状(表3)与环境的相关系数分别为0.8023，0.8043，共解释了40.93%的方差，RDA排序图结果表明(图4b)，第一排序轴与年均降水量、海拔呈负相关关系，与日照时数、年蒸发量呈正相关关系。其中，年均降水量和海拔与组织密度呈正相关关系，与比叶面积、N含量、P含量呈负相关关系。第一、二轴的

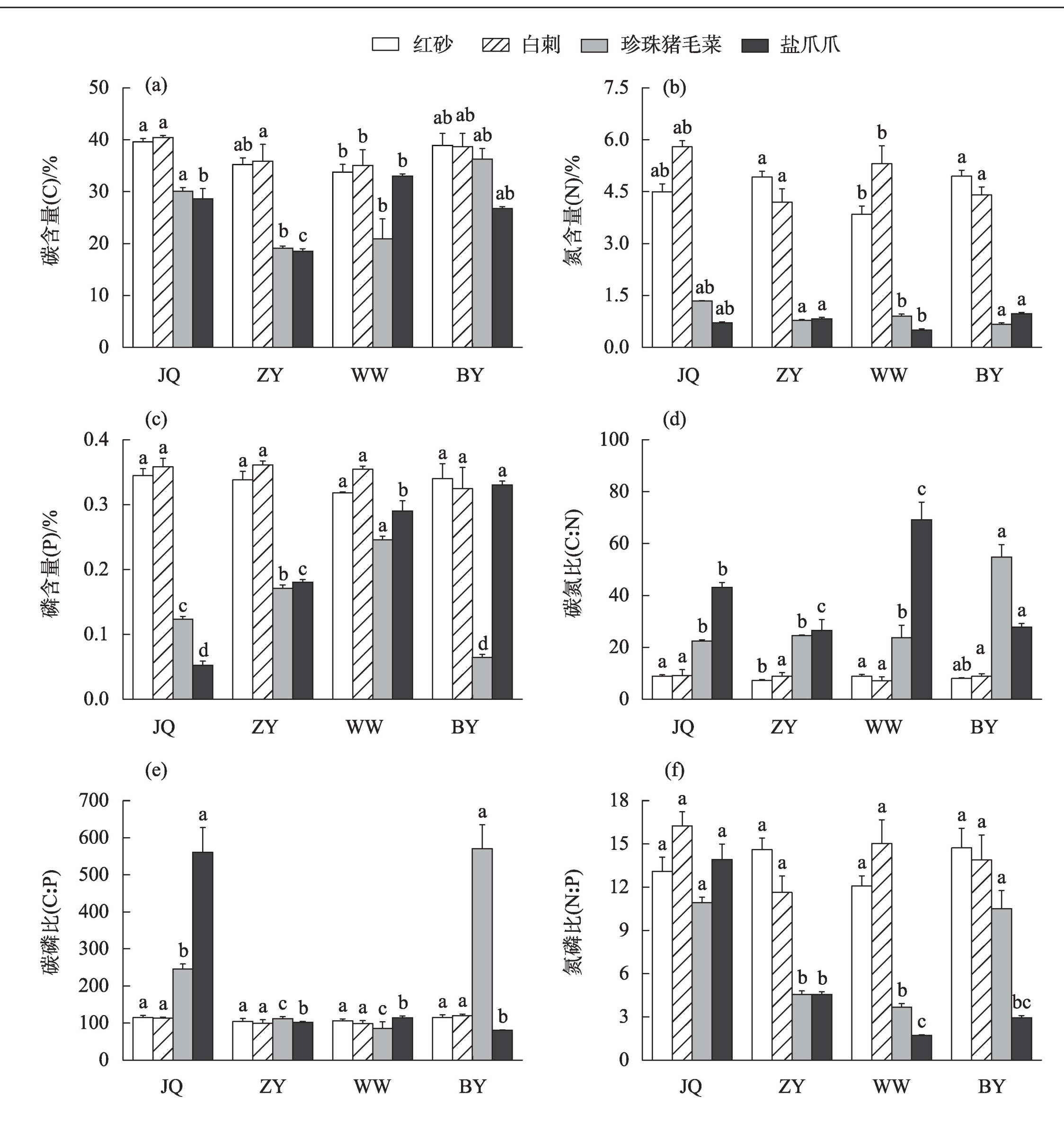


图3　4种典型灌木叶片化学计量特征沿降水梯度变化特征

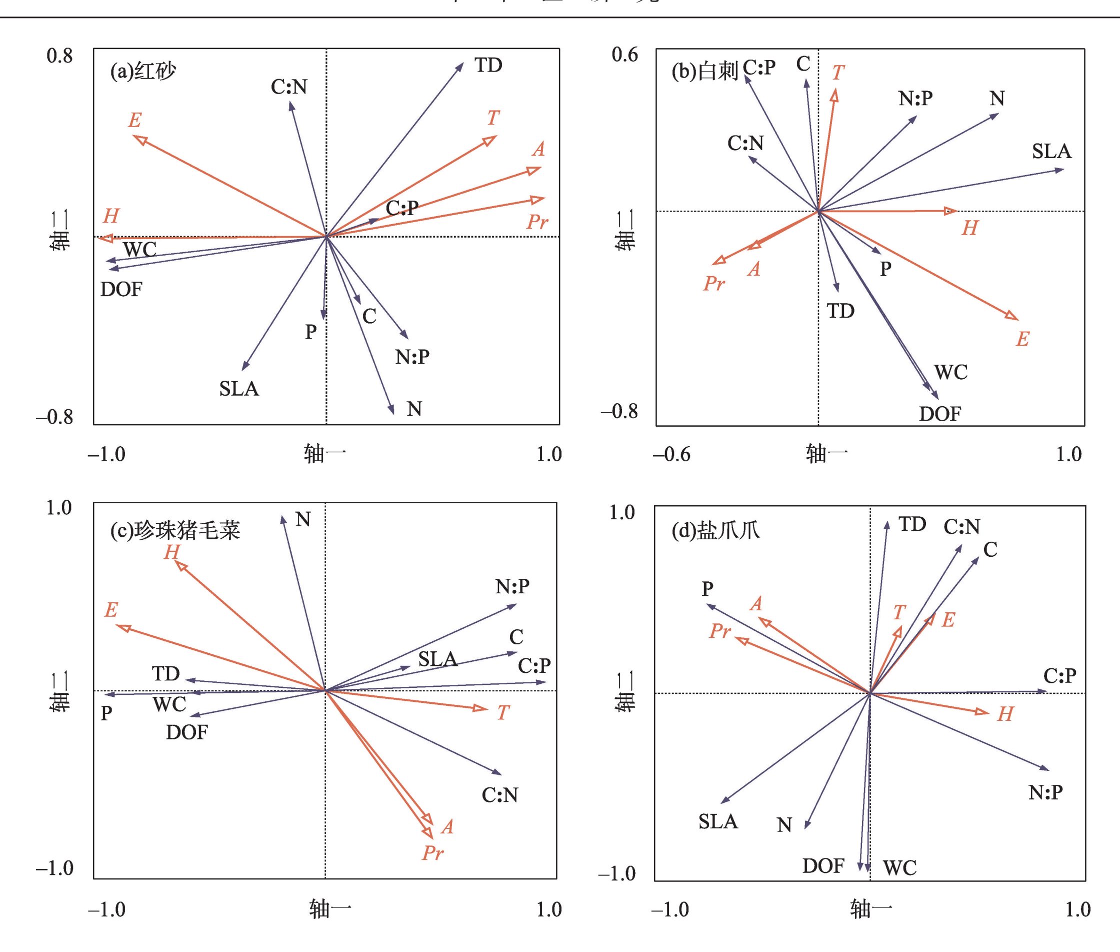
Fig. 3　Variation characteristics of leaf stoichiometric characteristics of four typical shrub species along the precipitation gradient

表3　RDA前两轴分析结果

Tab. 3　Analysis results of the first two axes of RDA

	红砂		白刺		珍珠猪毛菜		盐爪爪	
	轴一	轴二	轴一	轴二	轴一	轴二	轴一	轴二
特征值	0.3097	0.2063	0.2315	0.0337	0.8036	0.0672	0.5908	0.164
累积解释方差/%	30.97	51.6	23.15	36.52	80.36	87.08	59.08	75.48
相关关系	0.945	0.8624	0.8023	0.8043	0.969	0.9396	0.8878	0.9805
累积解释拟合方差/%	51.12	85.12	56.55	89.21	91.1	98.73	75.51	96.47

珍珠猪毛菜叶片功能性状(表3)与环境的相关系数分别为0.9690、0.9396,共解释了88.21%的方差,RDA排序图结果表明(图4c),第一排序轴与年均温度、年均降水量和海拔呈正相关关系。其中,年均降水量、海拔与C:N、C:P、C含量和比叶面积呈正相关关系,与含水量、肉质化程度、组织密度、P含量、N含量呈负相关关系。第一、二轴的盐爪爪叶片功能性状(表3)与环境的相关系数分别为0.8878、0.9805,特征值分别为0.5908、0.1640,共解释了75.48%的方差,RDA排序图结果表明(图4d),第一



注:*A*表示海拔,*Pr*表示降水量,*T*表示年均气温,*E*表示蒸发量,*H*表示年日照时数;DOF表示肉质化程度,WC表示含水量,SLA表示比叶面积,TD表示叶组织密度。

图4 4种典型灌木叶片功能性状与环境因子的RDA二维排序

Fig. 4 Two- dimensional ranking of redundancy analysis ordination of functional traits and environmental factors of four typical shrub species leaves

排序轴与年降水量、海拔呈负相关关系。其中,年均降水量和海拔与比叶面积、组织密度、P含量呈正相关关系,与N含量、肉质化程度、含水量呈负相关关系。

3 讨 论

3.1 降水变化对4种典型荒漠灌木叶片形态性状的影响

叶片形态性状的变化能够反应其响应环境变化的生存对策,并与植物生物量、资源获取、资源利用及效率等密切相关[18]。随环境严酷性的增加,植物能够通过改变叶片形态结构尽可能地保持水分,提高其水分利用率,以此增强自身对干旱环境的生存适应能力[19-20]。有研究指出,干旱区的植物种通常表现为表皮较厚、比叶面积较小、叶片体积减小,干重减小[21-22]。本研究发现,随降水量的减少,红砂肉质化程度和含水量呈逐渐增加的趋势。这与苟伟[23]研究河西走廊荒漠群落发现水分含量、叶片厚度较高,比叶体积、肉质化程度较大的结论一致,说明随着自然降水量的减小,红砂为了生存通过增加体内水分适应环境严酷性的逐渐增强。比叶面积是植物功能性状的重要指标之一,能反映植物在不同生境下的资源利用能力[24],以及对不同生境的适应特征[25]。本研究发现,随着自然降水量的减少,从荒漠草原区到极端荒漠区,盐爪爪的比叶面积整体呈现减小的趋势。这与Grime等[26]研究比叶面积较低的植物能更好的适应资源贫瘠和干旱的极端环境的结论一致。叶片组织密度与植物体细胞体积、水分储备变化密切相关[27],是反映植物在干旱环境中采取何种策略的重要生态指标。另一方面,组织密度较高的叶片其周转生长速度较慢,可以储

备较多的C以抵抗外界伤害[28],使植物能尽可能保存营养来应对干旱贫瘠的环境[29]。本研究发现,白刺和盐爪爪的叶片组织密度随自然降水量的减少呈整体增加的趋势。Niinemets[30]在研究常绿硬叶砾时也发现,随自然降水量的减少,刺叶砾的叶片组织密度、比叶重、叶片厚度都会增加。在何维明[31]的研究中,沙地柏实生苗木的叶片组织密度随水分的减少呈现出增加的趋势。这说明了植物在干旱环境中通过减少叶片体积、增加组织密度来适应胁迫环境的生长策略,即通过减少资源消耗、植物体内水分的散失,增加保水、抗逆性来提高水分养分的利用,进而形成适应干旱环境的保水策略。

3.2 降水变化对4种典型荒漠灌木叶片化学计量特征的影响

植物C、N、P含量的高低,在一定程度上反映了植物对水分的一种适应。C是植物体内细胞结构的基本元素,也是植物发生化学反应过程的能量来源,N和P是组成植物蛋白质及遗传物质的重要元素[32-33]。而C:N:P比值的改变能够调整植物的生长速率及养分利用效率从而使其适应外界环境的变化[34]。本研究发现,红砂和白刺的C含量随自然降水量的减少呈整体增加趋势,这与王凯等[35]发现在干旱胁迫下,榆树幼苗叶片C含量逐渐增加的结果一致,这可能是因为在干旱条件下,植物叶片通过增加叶片厚度来提高比叶重,进而降低蒸腾作用,增加植物的保水抗逆性。在干旱环境下,植物通过增加叶片中的N含量使细胞内部的渗透压上升,进而加强植物体对体内自身水分的保护,适应严酷性逐渐增强的外部环境[36]。白刺叶片N含量随自然降水量的减少呈现先增大后减小再增大的显著趋势,且在极端荒漠叶片N含量最高,这可能是因为极端荒漠地区恶劣的生态环境使植物具有很强的利用环境资源和保存所获得养分的能力[5,19]。珍珠猪毛菜叶片中叶片N含量随自然降水量的减小而显著增加,说明随着自然降水的减小,环境严酷性增加,珍珠猪毛菜需要增加叶片中N含量来抵御干旱环境,故叶片的N含量升高;然而,这与Prentice等[37]的研究结果相反,原因可能是其研究区域位于中国东北地区,并且研究对象且未涉及到生存在年降水量130 mm以下的极端干旱地区植物;并且有研究表明,在极端干旱地区,日照时数多,植物会通过增加叶片N含量来增加光合酶的数量并且提高其活性,进而促进光合作用[38]。

植物C、N、P化学计量比影响植物营养元素的分配格局,并已经广泛运用于植物养分利用效率和生长速率的研究[39-40]。一般认为,植物叶片的C:N较低时,植物会将更多的N分配到核糖体中以提高植物的生长速率[41]。而珍珠猪毛菜的C:N随自然降水的减小呈显著减小的趋势,因此,或可以推测珍珠猪毛菜在极端荒漠有较高的生长速率。N:P能够反应植物在生长过程中环境营养元素的供应状况[42]。有研究表明,当植物N:P < 14时,其生长发育主要受N影响;当N:P>16时,其生长发育主要受P影响;当N:P在二者之间时,则植物生长发育受N和P的共同影响[43]。在本研究中,珍珠猪毛菜和盐爪爪叶片N:P变化范围均小于14,这表明这两种植物的生长发育在荒漠环境下受氮素影响较大。

3.3 环境因子对4种典型荒漠灌木叶片功能性状的影响

植物生长发育不仅受自身的遗传因素和生理结构的影响,还受环境因子的影响,因此,植物会随环境变化而调整叶片功能性状的变化,使其能够在不同的环境条件下存活、生长及发育[44]。在野外环境中,叶片功能性状随着地形(海拔、坡向等)和气候(降水量、温度等)等环境因子的变化而变化,进而表征了植物对环境因子的适应性结果[45]。在荒漠区,水分是直接影响植物功能性状变异的主要环境因子。研究表明,大尺度区域分布的植物对其环境适应的范围较广,可以通过改变外部形态、群落结构、生态位分化等来面对环境变化,其选择的策略将决定植物应对气候变化的能力[46]。

本研究通过RDA分析,发现4种荒漠灌木的叶片功能性状均受到海拔及年均降水量的影响,其中,珍珠猪毛菜还会受到年均温度及年蒸发量的影响,而其他3种植物受日照时数的影响较大。红砂、白刺和盐爪爪叶片组织密度与年均降水量呈正相关,这与王晶媛[47]、董莉莉[48]等、张金伟[49]的研究结果一致,这可能是因为本研究所选的采样点位于干旱荒漠区,降水量少且不稳定,年均降水量均较低,所以与其他因子相比,水分对植物功能性状的影响更加明显;多数研究认为,同一物种的比叶面积在高海拔地区比在低海拔地区小,即随着海拔的升高,比叶面积会随着减小[50]。在本研究中,海拔与红砂、白刺的比叶面积呈负相关关系,与红砂、白

刺、珍珠猪毛菜的P含量均呈负相关关系，这与Luo等[51]的研究结果一致，说明比叶面积和P含量随着海拔的升高而减小，导致这种现象的原因可能是随着海拔的升高，水分和温度成为限制植物生长发育的主要环境因子，而在植物器官中，叶片相对于其他植物器官对环境的变化更敏感，当环境改变时叶片也会随之改变，本研究的4个采样点均处于高海拔区，风沙大，土壤养分贫瘠，使得植物的生长速率相对降低，因此比叶面积较小，同理，叶片P含量在高海拔区，植物叶片体内的P含量也会降低，植物为了适应贫瘠的环境会使P等营养元素保存到组织来抵御恶劣环境。然而，不同生境植物叶片功能性状的变异受到诸多环境因子的共同影响，本文仅选择了部分环境因子进行对叶片功能性状影响的研究，没有涉及到各样地的土壤养分元素、土壤物理结构、土壤含水量、微地形等环境因子。因此，在今后的研究中，应将相关要素加入进来，从而全面揭示植物功能性状对不同环境因子变化的响应机制。

4 结 论

本研究以典型荒漠灌木为研究对象，测量叶片形态性状和化学计量指标，分析4种荒漠灌木叶片功能性状的总体特征及各个功能性状与环境因子的关系。研究得出，不同植物随环境严酷性的增加呈现出不同的生态适应策略，其中盐爪爪通过减小比叶面积、增加叶组织密度，白刺和珍珠猪毛菜通过增加叶片N含量，红砂通过增加叶片的肉质化程度和含水量等来适应干旱少雨的荒漠环境。珍珠猪毛菜和盐爪爪在生长发育中主要受氮素限制。在荒漠地区，年均降水量和海拔是影响荒漠灌木生长发育的主要限制环境因子。

参考文献(References)：

[1] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335–380.

[2] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, et al. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies[J]. International Journal of Plant Sciences, 2003, 164(77): 143–164.

[3] 毛伟, 李玉霖, 张铜会, 等. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述[J]. 中国沙漠, 2012, 32(1): 33–41. [Mao Wei, Li Yuling, Zhang Tonghui, et al. Research advances of plant leaf traits at different ecology scales[J]. Journal of Desert Research, 2012, 32(1): 33–41.]

[4] Sack L, Scoffoni C, John G P, et al. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? review and synthesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(13): 4053–4080.

[5] 苏培玺, 严巧娣. 内陆黑河流域植物稳定碳同位素变化及其指示意义[J]. 生态学报, 2008, 28(4): 1616–1624. [Su Peixi, Yan Qiaodi. Stable carbon isotope variation in plants and their indicating significances along the inland Heihe River basin of northwestern China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1616–1624.]

[6] Westoby M. A leaf- height- seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. Plant Soil, 1998, 199(2): 213–227.

[7] 栾志慧. 植物子叶生长及其功能性状研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2015. [Luan Zhihui. Study on Plant Cotyledon Growth and Functional Traits[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2015.]

[8] 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展[J]. 植物生态学报, 2015, 39(2): 206–216. [Wang Changshun, Wang Shiping. A review of research on responses of leaf traits to climate change[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(2): 206–216.]

[9] Haase P, Pugnaire F I, Clark S C, et al. Environmental control of canopy dynamics and photosynthetic rate in the evergreen tussock grass Stipa tenacissima[J]. Plant Ecology, 1999, 145(2), 327–339.

[10] 陈昌笃. 中国荒漠的主要类型与经济开发[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1987, 11(2): 81–91. [Chen Changdu. Types of deserts in china and their economic exploitation[J]. Acta Phytoecologica Et Geobotanica Sinica, 1987, 11(2): 81–91.]

[11] 董雪, 辛智鸣, 张冉浩, 等. 沙冬青种子形态和比叶面积沿降水梯度的变化特征[J]. 干旱区资源与环境, 2019, 33(12): 174–180. [Dong Xue, Xin Zhiming, Zhang Ranghao, et al. Variation in seed morphology and specific leaf area of Ammopiptanthus mongolicus along precipitation gradient[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2019, 33(12): 174–180.]

[12] 焦亮, 关雪, 刘雪蕊, 等. 内陆河湿地芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应[J]. 干旱区研究, 2020, 37(1): 202–211. [Jiao Liang, Guan Xue, Liu Xuerui, et al. Functional traits of *Phragmites australis* leaves and response to soil environmental factors in inland river wetland[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(1): 202–211.]

[13] 徐浩然, 俞富洋, 贾聪慧, 等. 两种灌丛化草原小叶锦鸡儿的叶片化学计量特征[J]. 草地学报, 2021, 29(10): 2191–2199. [Xu Haoran, Yu Fuyang, Jia Conghui, et al. Leaf stoichiometric traits of *Caragana microphylla* in the shrub encroached grassland[J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(10): 2191–2199.]

[14] 孙晶, 任雯, 杜澜, 等. 不同降雨频次对粗枝猪毛菜生育期化学计量特征的影响[J]. 干旱区研究, 2021, 38(4): 1094–1103. [Sun Jing, Ren Wen, Du Lan, et al. Influence on stoichiometric charac-

teristics during the growth period of *Salsola subcrassa* M. Pop. under different precipitation frequencies[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(4): 1094−1103.]

[15] 吕湘芳, 李利, 徐新文, 等. 准噶尔盆地4种盐生植物耐盐机制分析[J]. 干旱区研究, 2010, 27(1): 97−101. [Lv Xiangfang, Li Li, Xu Xinwen, et al. Difference of salt tolerance of four halophytes in salinized desert in the Junggar Basin[J]. Arid Zone Research, 2010, 27(1): 97−101.]

[16] 李晓兰, 李雪华, 蒋德明, 等. 科尔沁沙地22种菊科草本植物叶片形态特征研究[J]. 生态学杂志, 2005, 24(12): 1397−1401. [Li Xiaolan, Li Xuehua, Jiang Deming, et al. Leaf morphological characters of 22 Compositae herbaceous species in Horqin sandy land [J]. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(12): 1397−1401.]

[17] 王珊, 单立山, 李毅, 等. 降水变化对红砂−珍珠碳、氮、磷化学计量特征的影响[J]. 西北植物学报, 2020, 40(2): 335−344. [Wang Shan, Shan Lishan, Li Yi, et al. Effect of precipitation on the stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of *Reaumuria soongorica* and *Salsola passerina*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2020, 40(2): 335−344.]

[18] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3692−3703. [Bao Le, Liu Yanhong. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3692−3703.]

[19] 李永华, 卢琦, 吴波, 等. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系[J]. 植物生态学报, 2012, 36(1): 88−98. [Li Yonghua, Lu Qi, Wu Bo, et al. A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(1): 88−98.]

[20] Nicotra A B, Hermes J P, Jones C S, et al. Geographic variation and plasticity to water and nutrients in *Pelargonium austral*[J]. New Phytol, 2007, 176(1): 136−149.

[21] Cunningham S A, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients[J]. Ecological Monographs, 1999, 69(40): 569−588.

[22] Ohashi Y, Nakayama N, Saneoka H, et al. Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants[J]. Biologia Plantarum, 2006, 50 (1): 138−141.

[23] 苟伟. 河西走廊荒漠植物叶片性状及其功能多样性研究[D]. 兰州: 兰州理工大学. 2020. [Gou Wei. The Research on Leaf Characters and Functional Diversity of Desert Plants in Hexi Corridor [D]. Lanzhou: Lanzhou University of Technology, 2020.]

[24] 陈小丽, 陈亚宁, 陈亚鹏. 黑河下游荒漠河岸林植物水分利用关系研究[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(8): 972−979. [Chen Xiaoli, Chen Yaning, Chen Yapeng. Relationship among water use of different plants in Heihe River riparian forests[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2014, 22(8): 972−979.]

[25] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中, 等. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较[J]. 生态学报, 2005, 25(2): 304−311. [Li Yulin, Cui Jianheng, Su Yongzhong, et al. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(2): 304−311.]

[26] Grime J P, Thompson K, Hunt R, et al. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants[J]. Oikos, 1997,79 (2): 259−281.

[27] Meziane D, Shipley B. Interacting components of interspecific relative growth rate: Constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply[J]. Functional Ecology, 1999, 13(5): 611−622.

[28] Dijkstra P, Kuiper P. Effects of exogenously applied growth regulators on shoot growth of inbred lines of *Plantago* major differing in relative growth rate: Differential response to gibberellic acid and (2-chloroethyl)-trimethyl-ammonium chloride[J]. Physiologia Plantarum, 1989, 113(3): 283−290.

[29] Craine J M, Froehle J, Tilman D G, et al. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients[J]. Oikos, 2001, 93(2): 274−285.

[30] Niinemets U. Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*[J]. New Phytologist, 2015, 205(1): 79−96.

[31] 何维明. 水分因素对沙地柏实生苗水分和生长特征的影响[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 11−16. [He Weiming. Effects of water factor on hydraulic and growth characteristics of *Sabina vulgaris* seedlings[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2001, 25(1): 11−16.]

[32] Dawson T P, Curran P J. A new technique for interpolating the reflectance red edge position[J]. International Journal of Remote Sensing, 1998, 19(11): 2133−2139.

[33] Gusewell S. N∶P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance[J]. New Phytologist, 2004, 164(2): 243−266.

[34] 程滨, 赵永军, 张文广, 等. 生态化学计量学研究进展[J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1628−1637. [Cheng Bin, Zhao Yongjun, Zhang Wenguang, et al. The research advances and prospect of ecological stoichiometry[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(6): 1628−1637.]

[35] 王凯, 沈潮, 孙冰, 等. 干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗C、N、P化学计量特征的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2286−2294. [Wang Kai, Shen Chao, Sun Bing, et al. Effects of drought stress on C, N and P stoichiometry of *Ulmus pumila* seedlings in Horqin sandy land, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(7): 2286−2294.]

[36] Seligman N G, Sinclair T R. Global environment change and simulated forage quality of wheat II. Water and nitrogen stress[J]. Field Crops Research, 1995, 40(1): 29−37.

[37] Prentice I C, Meng T, Wang H, et al. Evidence of a universal scal-

ing relationship for leaf CO_2 drawdown along an aridity gradient[J]. New Phytologist, 2011, 190(1): 169–180.

[38] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 等. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系[J]. 生态学报, 2010, 30(21): 5747–5758. [Zhang Huiwen, Ma Jianying, Sun Wei, et al. Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, Northwest China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(21): 5747–5758.]

[39] 贺合亮, 阳小成, 王东, 等. 青藏高原东部窄叶鲜卑花灌丛土壤C、N、P生态化学计量学特征[J]. 应用与环境生物学报, 2015, 21(6): 1128–1135. [He Heliang, Yang Xiaocheng, Wang Dong, et al. Ecological stoichiometric characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub in eastern Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2015, 21(6): 1128–1135.]

[40] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3937–3947. [Wang Shaoqiang, Yu Guirui. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3937–3947.]

[41] 栗忠飞, 郭盘江, 刘文胜, 等. 哀牢山常绿阔叶林幼树C、N、P生态化学计量特征[J]. 东北林业大学学报, 2013, 41(4): 22–26. [Li Zhongfei, Guo Panjiang, Liu Wensheng, et al. C, N and P stoichiometry of young trees in montane moist evergreen broad-Leaved forest of Ailao mountains[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2013, 41(4): 22–26.]

[42] Liu X Y, Koba K, Koyama L A, et al. Nitrate is an important nitrogen source for arctic tundra plants[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(13): 3398–3403.

[43] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤C、N、P化学计量特征[J]. 生态学报, 2010, 30(23): 6581–6590. [Liu Wande, Su Jianrong, Li Shuaifeng, et al. Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in Pu'er, Yunnan Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(23): 6581–6590.]

[44] 张剑, 包雅兰, 宿力, 等. 敦煌阳关湿地芦苇叶性状对土壤水分的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(20): 7670–7678. [Zhang Jian, Bao Yalan, Su Li, et al. Response of *Phragmites australis* leaf traits to soil moisture in Yangguan wetland, Dunhuang[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(20): 7670–7678.]

[45] 王鑫, 杨磊, 赵倩, 等. 半干旱黄土小流域草地群落功能性状空间异质性及环境驱动[J]. 草业科学, 2019, 36(9): 2201–2211. [Wang Xin, Yang Lei, Zhao Qian, et al. Spatial heterogeneity and environmental drivers of grassland community functional traits in the semi-arid loess small watershed[J]. Pratacultural Science, 2019, 36(9): 2201–2211.]

[46] 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 等. 巴郎山异型柳叶片功能性状及性状间关系对海拔的响应[J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2712–2718. [Feng Qiuhong, Cheng Ruimei, Shi Zuomin, et al. Response of leaf functional traits and the relationships among them to altitude of *Salix dissa* in Balang Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(9): 2712–2718.]

[47] 王晶媛, 张慧, 虞木奎, 等. 区域尺度上麻栎叶片性状对环境因子的响应规律[J]. 生态环境学报, 2017, 26(5): 754–762. [Wang Jingyuan, Zhang Hui, Yu Mukui, et al. Response of leaf traits of *Quercus acutissima* to environmental factors at regional scale[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2017, 26(5): 754–762.]

[48] 董莉莉, 刘世荣, 史作民, 等. 中国南北样带上栲属树种叶功能性状与环境因子的关系[J]. 林业科学研究, 2009, 22(4): 463–469. [Dong Lili, Liu Shirong, Shi Zuomin, et al. Relationships between leaf traits of *Castanopsis* species and the environm ental factors in the north- south transect of eastern China[J]. Forest Research, 2009, 22(4): 463–469.]

[49] 张金伟. 降雨量与氮沉降及其耦合对羊草主要叶经济性状的影响[D]. 长春: 东北师范大学, 2016. [Zhang Jinwei. Impacts of Rainfall Regime, Nitrogen Deposition and Their Coupling on Leaf Economic Traits in *Leymus chinensis*[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2016.]

[50] Korner C. The nutritional status of plants from high altitudes: A worldwide comparison[J]. Oecologia, 1989, 81(3): 379–391.

[51] Luo T X, Luo J, Pan Y D. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau[J]. Oecologia, 2005, 142(2): 261–273.

Variation in the leaf functional traits of typical desert shrubs under precipitation gradient

LI Rui, SHAN Lishan, XIE Tingting, MA Li, YANG Jie, LI Quangang

(College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract: Natural precipitation is an important source of water for vegetation in arid areas. To explore the coping methods of desert shrubs under different precipitation conditions, this study selected typical desert shrubs as subject and determined their leaf morphological traits and stoichiomental characteristics under different precipitation condition. The overall characteristics of leaf functional traits and the relationship between individual functional properties and environmental factors were also analyzed. Results showed that (1) with the decrease in natural precipitation, the degree of fleshiness and water content of leaves of *Reaumuria soongorica* increased gradually and the tissue density of *Kalidium foliatum* increased. (2) Meanwhile, the C contents in the leaves of *R. soongorica* and *Nitraria tangutorum* and the N contents in the leaves of *N. tangutorum* and *Salsola passerina* showed an overall increasing trend with the increase in drought stress. In addition, the leaf N∶P ratios of *S. passerina* and *K. foliatum* were all less than 14, indicating that the growth and development of these species were mainly restricted by nitrogen. (3) The leaf tissue density of *R. soongorica*, *N. tangutorum*, and *K. foliatum* was positively correlated with the average annual precipitation. The specific leaf area of *R. soongorica* and *N. tangutorum* and the P content of *R soongorica*, *N. tangutorum*, and *S. passerina* were negatively correlated with altitude. In arid environments, different plants exhibit different ecological adaptation strategies. To adapt to the desert environment of drought and less rainfall, *K. foliatum* reduces its specific leaf area and increases its tissue density, *N. tangutorum* increases the N content of its leaves, and *R. soongorica* increases the degree of fleshiness and water content of its leaves. Average annual precipitation and altitude are the main limiting factors affecting their growth and development.

Keywords: leaf morphological trait; stoichiometric index; environmental factors; precipitation gradient